

CAHIERS SCIENTIFIQUES N° 10
Supplément de Bois et Forêts des Tropiques

L'AQUACULTURE DES TILAPIAS DU DÉVELOPPEMENT A LA RECHERCHE

Editeurs scientifiques : J. LAZARD, B. JALABERT et T. DOUDET



1990



*Centre Technique Forestier Tropical
Département du CIRAD*

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DES TILAPIAS : BILAN DES CONNAISSANCES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES D'INTERET APPLIQUE

Jean François BAROILLER (1) et Bernard JALABERT (2)

RESUME

En milieu confiné, l'efficacité précoce de la reproduction des tilapias (diverses espèces de la famille des cichlidés appartenant principalement aux genres *Oreochromis*, *Sarotherodon* et *Tilapia*), conduit à une rapide surpopulation avec une tendance au nanisme. C'est pourquoi le contrôle artificiel de leur reproduction est très important pour la réussite de l'élevage. Selon les besoins, un tel contrôle peut consister soit à empêcher complètement la production d'alevins dans une population pour améliorer la croissance, soit à favoriser leur production massive pour la mise en élevage de populations homogènes.

Actuellement, les techniques les plus intensives sont fondées sur l'élevage séparé des mâles, dont le potentiel de croissance est plus important, soit après un tri manuel, soit après traitement hormonal conduisant à une population monosexue mâle. De nouvelles voies d'obtention de telles descendances monosexes mâles sont proposées, fondées sur la viabilité et la fertilité d'un génotype nouveau YY. Des travaux récents sur la différenciation du sexe de la gonade de tilapia permettent de suggérer l'utilisation éventuelle de stéroïdes identifiés *in vitro* pendant le développement testiculaire précoce, et présentant de fortes potentialités masculinisantes, ainsi que l'essai d'inhibiteurs spécifiques de certaines activités enzymatiques conduisant à leur synthèse.

L'existence d'un comportement parental est un facteur important de l'efficacité de la reproduction des tilapias. Des travaux récents montrent une étroite relation entre la chronologie du comportement d'incubation buccale chez *Oreochromis* et celle du cycle ovarien. Une meilleure connaissance des facteurs physiologiques sous-jacents devrait permettre la mise au point de méthodes originales pour inhiber la reproduction et/ou pour la synchroniser.

-
- (1) Centre Technique Forestier Tropical, département du Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CTFT/CIRAD), Division Pêche et Pisciculture. Adresse actuelle : Institut des Savanes (IDESSA), Département Piscicole, BP 621, Bouaké, Côte d'Ivoire.
 - (2) Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Laboratoire de Physiologie des Poissons, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France.

ABSTRACT

In confined environments, the precocious reproductive efficiency of "tilapias" (various cichlid species belonging to the genera *Oreochromis*, *Sarotherodon* and *Tilapia*) can rapidly lead to overcrowding and nanism. Therefore, the artificial control of reproduction in these species is very important for success in their culture. Such a control may consist either in completely preventing fry production in a population, in order to improve growth, or in favouring synchronous massive productions of fry, in order to set up cultures with homogeneous populations.

At present, some of the most intensive techniques are based on the separate rearing of male fish, either, either after manual sorting or following hormonal inversion treatments leading to monosex populations. New ways of obtaining a male monosex progeny are suggested, based on the viability and fertility of a new genotype YY. Recent data on the sex differentiation of tilapia gonad suggest the possible use of steroids which have been identified *in vitro* during the early stages of development of the testis and which exhibit high masculinizing potentialities ; these studies also suggest the tentative use of specific inhibitors of the activity of some of the enzymes involved in the synthesis of the above mentioned steroids.

The occurrence of parental care is an important factor in the reproductive efficiency of tilapias. Recent data show close relationships between the chronology of the mouth brooding behaviour in *Oreochromis* and that of the ovarian cycle. A better knowledge of the underlying physiological factors may facilitate the development of new techniques for the inhibition and/or the synchronization of reproduction.

INTRODUCTION

Les tilapias, avec plus de 20 espèces déjà utilisées en élevage (Guerrero, 1982), sont particulièrement appréciés pour leur robustesse, leur large distribution, leur taux de croissance important et leur reproduction aisée. L'efficacité de cette reproduction résulte directement de plusieurs caractéristiques biologiques ou éthologiques :

- Une nidification associée à un comportement de défense du nid (Lowe-McConnell, 1959 ; McBay, 1961 ; Bruton et Bolt, 1975 ; Ruwet *et al.*, 1976 ; Philippart et Ruwet, 1982).
- Une ponte fractionnée suivie immédiatement de la fécondation de chaque groupe d'ovules émis (Shaw et Aronson, 1954 ; Philippart et Ruwet, 1982 ; Mélard, 1986).
- L'existence de comportements de "soins parentaux" visant à protéger les oeufs dès leur fécondation. Chez les espèces dites à "incubation buccale" (genres *Sarotherodon* et *Oreochromis*) les oeufs sont incubés dans la cavité buccopharyngienne, comportement souvent associé en milieu naturel à une migration du géniteur dans une zone riche en végétation aquatique et protégée. Les espèces dites "gardiennes" ou "pondeurs sur substrat" (genre *Tilapia*) assurent la ventilation de leurs oeufs, déposés et/ou collés sur un "substrat de ponte" lors de la fraie, grâce à un brassage constant de l'eau par des mouvements de nageoires (McBay, 1961 ; Fishelson, 1966 ; Arrignon, 1969 ; Rothbard et Pruginin, 1975 ; Ruwet *et al.*, 1976).
- Des soins parentaux persistant après l'éclosion (Ruwet, 1962 ; Ruwet *et al.*, 1976 ; Perrone et Zaret, 1979 ; Owusu-Frimpong, 1987), au moins jusqu'à la résorption de la vésicule.
- Une maturité sexuelle pouvant être acquise très tôt chez des animaux de petite taille (Lowe-McConnell, 1958 et 1982 ; Ruwet *et al.*, 1976). C'est ainsi que, dans certaines conditions, la maturation est observée chez des *Sarotherodon melanotheron* de 3,8 cm (Eyeson, 1983), des *Oreochromis mossambicus* de 4,2 cm (Arrignon, 1969) et des *Tilapia zillii* de 6 cm (Dadzie et Wangila, 1980).
- Des cycles de reproduction successifs permettant à une même femelle de produire toutes les 4 à 6 semaines une nouvelle cohorte d'alevins (Arrignon, 1969 ; Rothbard et Pruginin, 1975 ; Ruwet *et al.*, 1976 ; Mélard et Philippart, 1981), sauf dans les environnements exposés à des variations saisonnières importantes (Moreau, 1979). Dans des conditions d'environnement optimales, l'absence relative de synchronisme dans les cycles reproducteurs des géniteurs femelles d'une même population se traduit par une production continue d'alevins.

L'ensemble de ces particularités biologiques peut conduire, en milieu confiné et en situation de compétition alimentaire, à une rapide surpopulation, avec une tendance au nanisme (Hickling, 1960 ; McBay, 1961 ; Loya et Fishelson, 1969 ; Hyder, 1970a ; Fryer et Iles, 1972 ; Bard *et al.*, 1974 ; Bruton et Allanson, 1974 ; Eyeson, 1983 ; Lazard, 1984).

C'est pourquoi le contrôle strict de la reproduction devrait permettre d'améliorer la rentabilité des élevages. Les techniques généralement envisagées pour contrôler la reproduction des poissons cherchent à agir sur le développement de la gonade soit en modulant son activité (stimulation, inhibition temporaire ou définitive), soit en l'orientant préférentiellement vers le sexe qui possède les meilleures potentialités aquacoles, les populations monosexes étant obtenues par inversion hormonale. Chez les

tilapias, ces approches sont complétées par l'utilisation de caractéristiques propres à ce groupe : un dimorphisme sexuel assez précoce de la papille urogénitale (dès 2 à 3 mois post-fécondation) peut permettre d'isoler les mâles des femelles peu avant les toutes premières reproductions ; d'autre part, l'hybridation entre certaines espèces peut aussi conduire à l'obtention de descendance monosexes mâles.

Toutes les techniques mentionnées ci-dessus reposent sur le contrôle du développement de la gonade pour empêcher la production de gamètes, ou sur l'isolement de chacun des sexes pour empêcher la fécondation. Mais la nature et l'importance des comportements de soins parentaux chez les cichlidés peuvent aussi suggérer de nouvelles voies dans la recherche de moyens pratiques pour contrôler artificiellement leur reproduction.

Cet article présente donc une partie des travaux réalisés chez les tilapias sur les mécanismes physiologiques qui peuvent réguler la différenciation et la maturation des gonades ainsi que la réalisation des comportements reproducteurs (soins parentaux notamment). Les travaux cités ont été retenus en fonction des orientations de recherches qu'ils peuvent suggérer pour améliorer le contrôle de la reproduction de ces espèces.

L'INVERSION HORMONALE ET LA DIFFERENCIATION DU SEXE DE LA GONADE

Le moyen le plus simple et le plus radical pour éviter la reproduction consiste à séparer les mâles des femelles. Chez les tilapias, il est couramment admis que la croissance des mâles est supérieure à celle des femelles (Pruginin, 1967 ; Shell, 1967 ; Hickling, 1968 ; Lazard, 1980 ; Hanson *et al.*, 1983 ; Legendre, 1986). En utilisant quelques-unes des techniques décrites ultérieurement dans ce paragraphe, Hanson *et al.* (1983) observent effectivement que des populations mâles ont toujours une meilleure croissance que des lots femelles (fig. 1). En outre, ils mettent en évidence une potentialité de croissance équivalente chez les individus mâles mais génétiquement femelles, quand ils sont comparés à des animaux de phénotype et de génotype mâle. Or, en pratique, des populations monosexes mâles peuvent être obtenues par sexage manuel, par hybridation ou/et par inversion hormonale. Le sexage manuel d'après l'apparence de la papille urogénitale consiste donc à se débarrasser de toutes les femelles, soit environ la moitié de la population. Pourtant cette biomasse présenterait des potentialités de croissance équivalentes à la population mâle pour peu qu'on lui impose ce phénotype. De plus, ce sexage ne peut être effectué que sur des animaux d'au moins 20 à 50 grammes (Lazard, 1980 ; Hephher et Pruginin, 1982 ; Mélard, 1986). Par ailleurs, il nécessite bien sûr du temps et de la main d'oeuvre et s'accompagne de 2,7 à 10 % d'erreurs de diagnostic (Lazard, 1980 ; Chervinski et Rothbard, 1982). En ce qui concerne l'hybridation, il s'est avéré extrêmement difficile, dans les conditions de la pratique courante, de maintenir la production de pourcentages très élevés de mâles hybrides de première génération (Pruginin *et al.*, 1975 ; Guerrero, 1982 ; Lovshin, 1982). Cette évolution semble liée à la contamination des souches parentales de géniteurs par des descendants hybrides. Par ailleurs, une possible incompatibilité interspécifique semble à l'origine de mauvais taux de reproduction et de fertilité (Guerrero, 1982 ; Lovshin, 1982 ; Mires, 1982). En revanche, l'inversion hormonale masculinisante s'est révélée être un outil performant et fiable.

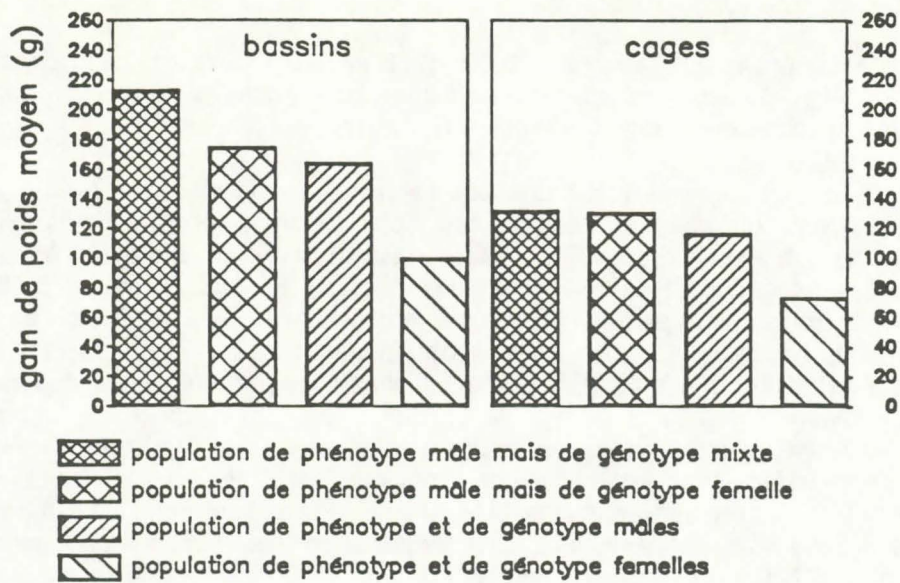


Figure 1 : Croissance comparée en bassins ou en cages de populations monosexes de tilapias (*O. niloticus*), de phénotype mâle ou femelle, mais présentant différents types de génotype sexuel (figure réalisée à partir des données de Hanson *et al.*, 1983).

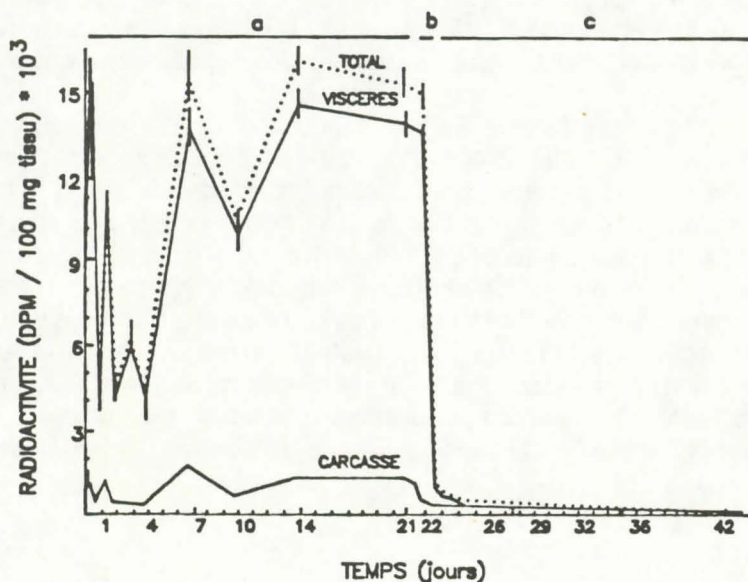


Figure 2 : Radioactivité (DPM/100 mg) présente dans la carcasse, les viscères et l'ensemble du corps d'alevins d'*O. aureus* sexuellement indifférenciés, nourris durant 21 jours avec un aliment contenant de la méthyltestostérone marquée par un traceur radioactif (d'après Goudie *et al.*, 1986).

L'INVERSION HORMONALE DU SEXE

Depuis les expériences de Yamamoto (1953, 1958 et 1969) sur le médaka, *Oryzias latipes*, des inversions fonctionnelles du sexe ont été réalisées chez de nombreuses espèces, par un traitement hormonal appliqué précocement (revue de Hunter et Donaldson, 1983).

La méthode la plus directe, quelle que soit l'espèce, consiste à masculiniser une population d'alevins en incorporant un stéroïde de synthèse dans l'alimentation. De nombreux auteurs ont effectivement obtenu une efficacité de 100 % chez des tilapias avec ce type de traitement, malgré une grande hétérogénéité des conditions expérimentales (tableau 1). Néanmoins, à la fiabilité et à la simplicité de cette technique sont parfois opposés les inconvénients liés à l'utilisation des hormones sur des animaux destinés directement à la consommation humaine (Shelton *et al.*, 1978 ; Johnstone *et al.*, 1983, Goudie *et al.*, 1986a et b). L'emploi expérimental, chez *Oreochromis aureus*, de mêmes stéroïdes marqués par un traceur radioactif a permis de constater que les viscères contiennent 90 % de la radioactivité totale présente dans l'alevin en cours de traitement (fig. 2). Après l'arrêt de celui-ci, la radioactivité totale mesurée dans l'animal entier a diminué de 90 % en 24 heures et de 99 % en 3 semaines (Goudie *et al.*, 1986a). Néanmoins, si le métabolisme des stéroïdes de synthèse suit chez les vertébrés supérieurs des voies similaires à celles empruntées par les hormones endogènes équivalentes (Fotherby et James, 1972), en revanche on connaît mal le devenir de telles molécules chez les poissons et les éventuels effets de leurs produits de dégradation sur l'environnement. Compte tenu de ces inconnues, il est possible d'envisager une approche indirecte qui permet de s'en libérer.

Les espèces à hétérogamétie femelle WZ (Chen, 1969) constituent le cas de figure le plus simple (fig. 3) : après inversion par des hormones féminisantes, un testage permet d'identifier les néo-femelles d'après le sex-ratio de leur descendance. En effet, une néo-femelle ZZ, croisée avec un mâle non traité ZZ (a) conduit à la production de 100 % d'animaux de phénotype mâle ; le croisement classique (b) d'une femelle WZ par un mâle non traité ZZ produit quant à lui, 50 % de chacun des sexes. Les individus inversés ZZ peuvent donc être isolés pour servir de géniteurs. A chaque reproduction avec des mâles non traités de la même espèce, ils fourniront donc au pisciculteur des populations monosexes mâles.

Avec les espèces à homogamétie femelle XX (fig. 4), comme *Oreochromis niloticus* (Jalabert *et al.*, 1974) ou *O. mossambicus* (Hickling, 1960 ; Chen, 1969), une étape supplémentaire est nécessaire à l'obtention d'un résultat équivalent : le testage des femelles issues du traitement hormonal précoce conduit à deux types de sex-ratio : l'un d'eux (a) est classique, composé de 50 % de chacun des sexes et correspond à la descendance d'animaux de génotype femelle XX. Le second (b) qui comprend 75 % de mâles pour 25 % de femelles, résulte du croisement d'une néo-femelle XY par un mâle non traité XY. Parmi ces 75 % de mâles figurent des individus YY que l'on identifie lors d'un nouveau testage (c) par leur descendance monosexue mâle. Ces animaux d'un génotype nouveau, viables et fertiles (Baroiller, données non publiées) peuvent être utilisés comme géniteurs produisant à chacune de leurs reproductions avec des femelles non traitées, des populations 100 % mâles. L'inversion du sexe par voie hormonale reste donc un outil essentiel et nécessaire dans de telles approches indirectes du monosexage.

Tableau 1 : Traitements masculinisants (stéroïdes de synthèse administrés dans l'aliment des alevins) ayant permis d'obtenir 100 % de mâles chez *Oreochromis*.

Espèce	Age ou taille	Dose mg/kg dans l'aliment	Durée (jours)	Mortalité %	Température (C°)	% de M* chez les témoins	ST	Auteurs
<i>O. mossambicus</i>	7-10 jours	10 30 40	69	36-92	27 puis 20	62-77	MT	Clemens et Isnlee, 1968
	Résorption de la vésicule	40	60	47	30-32	56	MT	Jalabert <i>et al.</i> , 1974
	9-12 mm	30 60	35,49,23 35,59	4-33	20-26	50-54	ET,MT ET,MT	Tayamen et Shelton, 1978
<i>O. niloticus</i>	8,5-12 mm 13,2-20,2mm	50, 100 100	30		27-30	60-72	MT	Nakamura et Iwahashi, 1982
	10 mm	50	28-42	2-53		78	MT	Owusu-Frimpong et Nyhjar, 1981
	9-11 mm	60	21	6-22	21	56	ET	Guerrero, 1975
<i>O. aureus</i>	9,5 - 10,5 mm	60	21, 23	< 10	25-32	45-56	ET	Shelton <i>et al.</i> , 1981
	9-11 mm	60, 90 120,240	22	28-44	27-32	45	ET	Mc Geachin <i>et al.</i> , 1987
<i>O. hornorum</i>	9-11 mm	30	21 ou 28	0-18	27	53	MT	Obi et Shelton, 1983

ST : nature du traitement stéroïdien
MT : 17 -Méthyltestosterone
ET : 17 -Ethynyltestosterone
*M : Mâle

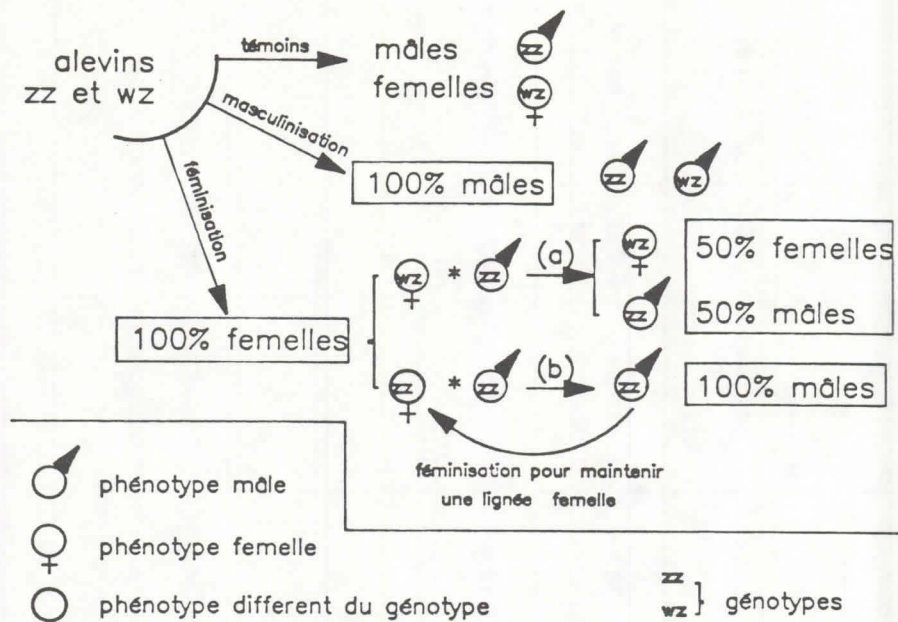


Figure 3 : Protocole théorique d'obtention de populations monosexes chez des espèces à homogamétie mâle comme *O. aureus* et *O. hornorum* (d'après Baroiller, 1988).

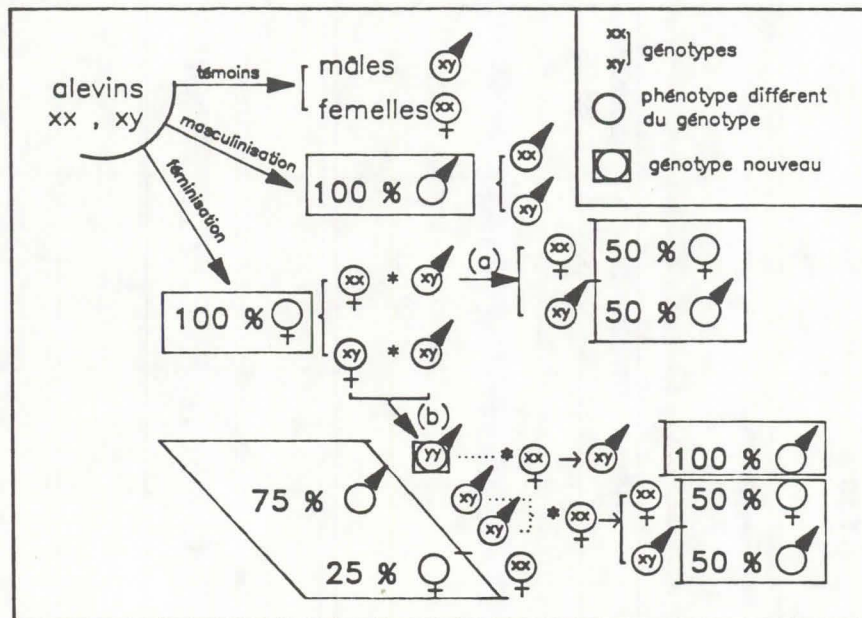


Figure 4 : Protocole théorique d'obtention de populations monosexes chez des espèces à homogamétie femelle comme *O. niloticus* et *O. mossambicus*.

Certains obstacles peuvent cependant limiter l'extension de cette technique, comme le caractère parfois irrégulier du pourcentage de monosex obtenu (Hunter et Donaldson, 1983) et une moindre efficacité de la féminisation par rapport à la masculinisation (Tayamen et Shelton, 1978 : Hopkins *et al.*, 1979).

Les résultats parfois médiocres des féminisations pourraient provenir soit de l'utilisation d'hormones ne correspondant pas à celles impliquées *in vivo* dans la différenciation du sexe de la gonade (mettant ainsi en cause la nature du stéroïde ou même de la molécule à administrer), soit d'un mauvais choix du moment ou de la durée du traitement. En effet, aucune preuve physiologique déterminante n'a confirmé jusqu'à présent l'hypothèse de Yamamoto (1969) selon laquelle les stéroïdes seraient les inducteurs naturels de la différenciation gonadique. La modification du processus naturel de la différenciation sexuelle par des stéroïdes exogènes pourrait être due à une action pharmacologique comme le suggère Reinboth (1970). Mais si des stéroïdes sont effectivement les inducteurs endogènes, il est important de connaître la nature de ceux qui sont impliqués dans des conditions physiologiques.

LA DIFFERENCIATION GONADIQUE DU SEXE

Chez les poissons gonochoriques, de très rares travaux ont abordé le problème de la stéroïdogenèse précoce pendant la différenciation gonadique du sexe, comme chez *Salmo gairdneri* (Van den Hurk *et al.*, 1982) et les tilapias (Rothbard *et al.*, 1987 ; Baroiller *et al.*, 1988). Des potentialités stéroïdogènes peuvent être mises en évidence dans des gonades encore histologiquement indifférenciées d'*O. niloticus*, par histochimie et par l'étude du métabolisme *in vitro* (Baroiller, 1988). Au moment de l'initiation de la différenciation et au cours de son déroulement, des métabolites spécifiques de chaque sexe sont identifiés. Ceux-ci ne correspondent pas systématiquement à ceux utilisés dans les traitements classiques d'inversion hormonale du sexe, et le schéma selon lequel des androgènes (comme la testostérone) ou des oestrogènes seraient respectivement responsables de la différenciation testiculaire ou ovarienne n'est pas toujours conforté par ces résultats : la testostérone est par exemple identifiée précocement aussi bien dans les gonades femelles que dans les gonades mâles.

Dès lors, une meilleure connaissance de l'environnement endocrinien de la gonade à ces moments clés pourrait permettre d'envisager une amélioration des techniques de contrôle du sexe, voire même de proposer de nouveaux traitements. En particulier, chez *O. niloticus* comme chez *S. gairdneri*, un dérivé de l'androsténone, la 11 β OH Δ 4, semble spécifique des stades précoces de l'ontogenèse testiculaire. Or ce stéroïde est capable de masculiniser avec une grande efficacité une population normale d'alevins de truite arc-en-ciel (Van den Hurk et Slof, 1981 ; Van den Hurk et Van Oordt, 1985) et permet même l'obtention d'une cohorte 100 % mâle à partir d'une fratrie d'*O. niloticus* génétiquement femelle XX (Baroiller, données non publiées).

L'utilisation d'inhibiteurs de la synthèse de certaines de ces hormones pourrait servir a) *in vitro*, à tester l'hypothèse d'une différenciation femelle résultant de l'absence de stéroïdes clés, spécifiques de l'ontogenèse testiculaire et b) *in vivo*, à rechercher de nouvelles techniques plus fiables permettant notamment la féminisation d'*O. aureus*, et donc la constitution de stocks de néo-femelles ZZ à descendance 100 % mâle, non directement traitée par les hormones.

LA GAMETOGENESE

Chez le tilapia, la gamétogenèse, bien que partiellement décrite (Von Kraft et Peters, 1963 ; Dadzie, 1969 ; Hyder, 1970a et b ; Polder, 1971 ; Hodgkiss et Man, 1978 ; Babiker et Ibrahim, 1979 ; Moreau, 1979 ; Grier et Abraham, 1983 ; Smith et Haley, 1987 et 1988) semble se dérouler selon des modalités équivalentes à celles de la majorité des téléostéens étudiés. Pour l'ensemble de ces espèces, les principales étapes classiques de l'ovogenèse et de la spermatogenèse ayant fait l'objet d'excellentes revues (Hoar, 1969 ; Dodd, 1972 ; Jalabert et Zohar, 1982 ; Billard, 1986), seules les caractéristiques propres aux tilapias seront évoquées dans ce paragraphe.

Les ovules oviformes de tilapia peuvent être classés selon 2 catégories d'après la présence ou l'absence à leur surface d'une substance collante, déposée autour de filaments spécialisés, et provenant de la granulosa. Cette caractéristique est à relier au comportement parental des tilapias. En règle générale, les pondeurs sur substrat (*Tilapia*) possèdent seuls de telles sécrétions, contrairement aux incubateurs buccaux (*Oreochromis* et *Sarotherodon*). Toutefois, deux cas intermédiaires sont particulièrement intéressants pour l'étude de la possible évolution du groupe des pondeurs sur substrat vers celui des incubateurs buccaux : *Sarotherodon galilaeus* qui ne prend pas immédiatement en bouche les oeufs fécondés (Fishelson, 1966) et *Tilapia discolor*, qui transporte dans sa bouche les oeufs pondus dans le nid (avec participation du mâle et de la femelle), pour les déposer et les ventiler ensuite sur substrat dans une zone plus protégée (Owusu-Frimpong, 1987), possèdent tous deux de telles structures adhésives.

Normalement, comme pour d'autres espèces à soin parental développé, les incubateurs buccaux pondent des oeufs bien moins nombreux (plusieurs centaines par reproduction) que ceux des pondeurs sur substrat (plusieurs milliers par fécondation). La taille, le poids et le nombre des oeufs augmentent généralement avec la taille des femelles. Mais à poids égal, si deux individus ont sensiblement un même poids total de ponte, en revanche le nombre d'ovules la constituant peut varier de façon importante (Peters, 1963).

RYTHMICITE DE LA REPRODUCTION ET FACTEURS SOCIAUX

La plasticité de l'âge à la première maturation a déjà été évoquée dans l'introduction. Bien que des facteurs aussi bien génétiques qu'environnementaux aient été incriminés (Hyder, 1970a ; Siddiqui, 1979), le manque d'expérimentations ne permet pas encore de conclure sur la nature du déterminisme de cette puberté.

Une fois celle-ci atteinte, mâles comme femelles sont capables de subir, dans les conditions optimales, des cycles de reproduction successifs tout au long de l'année. Si le rôle des facteurs externes sur la rythmicité de la reproduction et sur l'intensité de la production gamétogénétique reste encore très mal connu, en revanche plusieurs travaux ont très clairement démontré l'importance des facteurs sociaux dans la reproduction de ces cichlidés.

En l'absence de tout stimulus social, une femelle isolée de *S. melanotheron* présente néanmoins des ovipositions associées à une initiation d'incubation buccale, à intervalles de plusieurs mois (Aronson, 1945 et 1951).

Trois types de stimuli sociaux sont généralement mis en cause :

a) - Les géniteurs mâles comme femelles sont capables d'émettre des sons ; néanmoins ceux-ci ne semblent liés à la reproduction que chez le mâle qui les émet depuis son nid (Rodman, 1966 ; Lanzing, 1974), les femelles n'en produisant apparemment que lors des prises de nourriture (Lanzing, 1974). Ces stimuli sonores provenant des mâles suffisent à augmenter la fréquence d'oviposition de femelles d'*O. mossambicus* isolées des autres stimuli (Marshall, 1972).

b) - Les stimuli visuels affectent aussi l'ovulation de femelles matures, puisque chez *O. mossambicus*, celle-ci se produit à une plus grande fréquence que chez des animaux totalement isolés. Il est intéressant de noter que de tels facteurs sont aussi efficaces lorsqu'ils proviennent de mâles que de femelles (Silverman, 1978 a et b).

c) - La femelle mature pourrait émettre une substance de type phéromone, activant le comportement de cour du mâle, déjà stimulé visuellement. En effet, l'activité de cour d'un mâle augmente significativement avec l'approche du moment de la reproduction d'une ou plusieurs femelles matures, présentes dans le même aquarium. Or, il n'en est rien dans le cas de deux aquariums adjacents ne permettant qu'un stimulus visuel et partiellement sonore (Silverman, 1978a et b).

Ces stimuli agissent d'autant plus efficacement qu'ils s'additionnent : les animaux en contact illimité ont une activité de reproduction significativement plus importante que des individus en contact seulement visuel chez *S. melanothron* (Aronson, 1945) comme chez *O. mossambicus* (Silverman, 1978a et b).

Une étude plus fine (Silverman, 1978a et b) associant à ces différents facteurs sociaux une analyse histologique des gonades, montre que les contacts visuels semblent essentiellement accélérer l'ovulation, sans avoir d'influence nette sur la vitesse du développement ovocytaire. Par contre, les stimuli non visuels accélèrent aussi bien l'ovulation que l'incorporation du vitellus, affectant ainsi l'ensemble du développement ovarien. Une meilleure connaissance des phéromones susceptibles d'intervenir lors de la reproduction pourrait permettre d'envisager de mieux regrouper, à défaut de synchroniser, les pontes des géniteurs femelles.

Des facteurs sociaux liés au comportement de reproduction peuvent même jouer indirectement un rôle sur la croissance. Le comportement d'agressivité lié au choix de l'emplacement d'un nid, qui conditionne l'efficacité ultérieure de la cour, est fortement corrélé à la taille relative de mâles d'*O. mossambicus* introduits ensemble dans un même aquarium de grande dimension. Après 24 semaines, les tailles initiales et finales des mâles sont négativement corrélées, sans que soit toutefois remise en cause la hiérarchie acquise initialement quant à l'agressivité et la position du nid. Les mâles les plus agressifs choisissent les "meilleurs" emplacements, et consacrent la plus grande partie de leur temps à défendre leur nid et à se reproduire, aux dépens de leur alimentation. Les mâles les moins agressifs disposent alors d'une plus importante quantité de nourriture, aisément accessible (Turner, 1986). L'impact de l'agressivité relative d'une souche ou d'une espèce sur la variabilité de la croissance d'une population d'élevage reste cependant à démontrer.



DETERMINISME HORMONAL DU COMPORTEMENT PARENTAL

L'efficacité de la reproduction des tilapias tient en grande partie à l'existence de soins parentaux. La connaissance du déterminisme hormonal du comportement parental pourrait conduire à la mise au point de nouvelles techniques de contrôle artificiel de la reproduction. Chez les poissons comme chez les autres vertébrés, l'axe endocrinien hypothalamus-hypophyse-gonade contrôle de nombreux processus aboutissant à la reproduction, et notamment certains processus comportementaux. L'implication possible d'une hormone hypophysaire, la prolactine (PRL), dans la régulation du comportement parental des cichlidés a été mise en évidence. Mais, curieusement, les tilapias n'ont pas encore fait l'objet de telles études, malgré leur large palette évolutive de soins parentaux, des pondeurs sur substrat aux incubateurs buccaux. Chez de nombreux cichlidés, la fécondation est en effet rapidement suivie d'une ventilation de la ponte par des mouvements alternatifs des nageoires pectorales, dirigée précisément vers le groupe d'oeufs. En l'absence de tout stimulus externe naturel comme la présence d'oeufs ou d'un nid, l'injection de PRL ovine est capable d'induire mais aussi de maintenir ce comportement, associé à une nette diminution de l'agressivité et le l'appétit. Son intensité dépend de la dose de PRL administrée. A partir d'une dose seuil minimale et jusqu'à une valeur moyenne, la durée et l'intensité de la ventilation augmentent fortement, puis si les doses sont encore accrues, une inhibition progressive de ce comportement apparaît jusqu'à son blocage. Quatre cichlidés au moins répondent ainsi à l'injection de PRL ovine : *Symphysodon aequifasciata axelrodi*, *Pterophyllum scalare* et *Aequidens pulcher* (Blüm et Fiedler, 1965 ; Blüm, 1966) ainsi que *Chromis chromis* (donnée non publiée, citée par Blüm, 1968). Un labridé, *Crenilabrus ocellatus*, avait d'ailleurs déjà présenté une telle réponse à la PRL (Fiedler, 1962). Bien qu'aucun essai ne semble avoir été effectué chez des tilapias, une PRL de tilapia a été isolée et purifiée (Blüm, 1973) grâce à la caractérisation de son activité biologique chez le Discus (*Symphysodon sp.*) par son action sur le comportement parental et son effet "histiotropique" (augmentation du nombre de cellules à mucus destiné chez ce cichlidé à nourrir sa progéniture).

La PRL de tilapia, isolée et purifiée aujourd'hui sur la base de critères biochimiques, mériterait donc d'être testée sur tilapias pour rechercher son effet éventuel sur le comportement des pondeurs sur substrat ou des incubateurs buccaux.

Une meilleure connaissance du déterminisme hormonal de ce comportement pourrait sans doute permettre, à terme, de chercher à retarder, voire même à bloquer le développement ovarien, ou encore d'inhiber tout soin parental pour éviter la prolifération des alevins.

En effet, une étude récente (Smith et Haley, 1987) met en relation la durée de l'incubation buccale des oeufs puis des alevins d'*O. mossambicus*, avec la durée du cycle ovarien (fig. 5). Chez *O. mossambicus* l'incubation normale se déroule de façon continue jusqu'au 15ème jour environ post-fécondation (P.F.) à 27 °C, puis la garde en bouche est discontinuée pendant une période supplémentaire de 10 jours (jusqu'au 25ème jour P.F.), les alevins nageant proches de leur mère, jusqu'au moindre signal de sa part les regroupant instantanément dans sa cavité buccopharyngienne. Dans quelques cas, la mère rejette cependant les oeufs dès le lendemain de la fécondation. Cette dernière situation peut également être provoquée en retirant la ponte de la bouche maternelle, dès 1 jour P.F. Une étude histologique montre que le tissu folliculaire post-ovulatoire forme une structure qui évolue différemment dans ces deux types de situation. Dix jours après le retrait ou la perte des oeufs, cette structure commence à dégénérer et disparaît rapidement ; en revanche, elle reste présente jusqu'au 25ème jour P.F. chez les femelles incubatrices. Cette masse cellulaire peut être comparée, dans une certaine mesure, au corps jaune présent chez les mammifères : on y retrouve en effet, à ce moment du cycle, les principales caractéristiques classiques ultrastructurales et histochimiques des cellules productrices de stéroïdes. Ces potentialités stéroïdogènes sont observées tant que persiste ce tissu, puis les follicules en développement de la vague ovocytaire suivante montrent rapidement une activité potentielle d'abord équivalente vers le 6ème jour P.F., et même ensuite supérieure à celle des follicules post-ovulatoires.

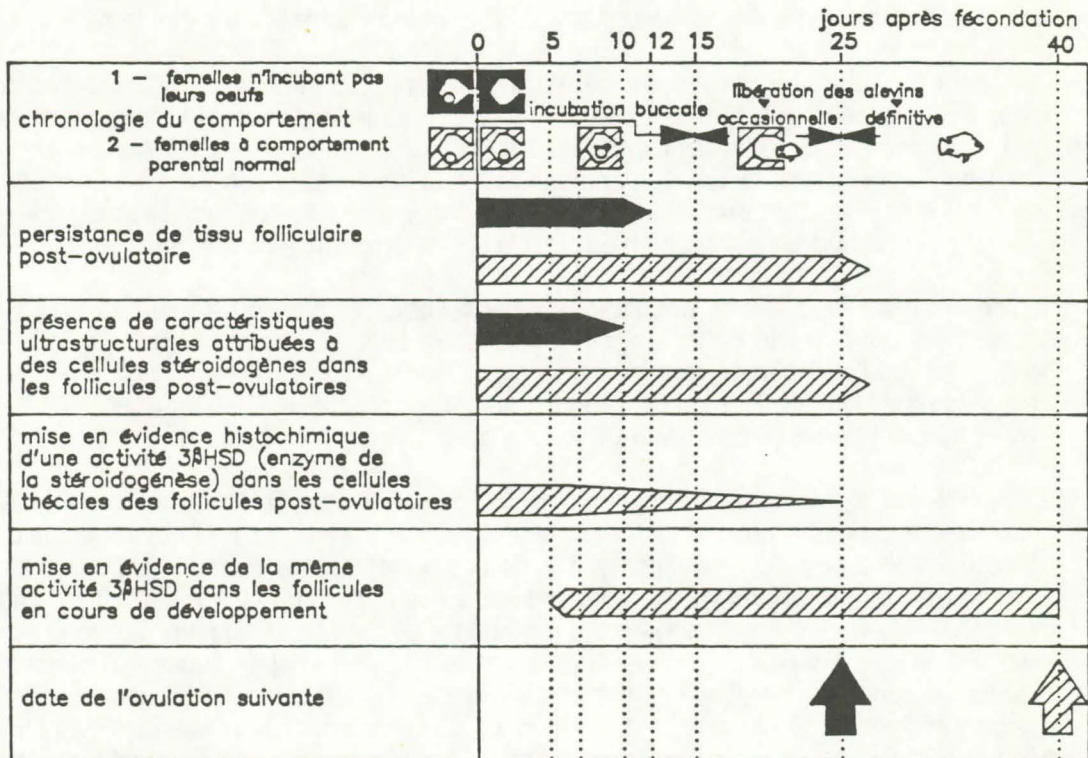


Figure 5 :

Durée du cycle ovarien et évolution des caractéristiques cytologiques et histochimiques des follicules, selon le caractère normal ou non du déroulement de l'incubation buccale chez *O. mossambicus* (représentation schématique des observations de Smith et Haley, 1987).

L'évolution de l'ovaire est rapide chez les femelles qui n'incubent pas, aboutissant à une ovulation 25 jours après la fécondation précédente, et se caractérise au contraire par un cycle plus lent avec ovulation 40 jours après la fécondation chez les femelles à comportement normal. Le soin parental est donc associé à une inhibition de 15 jours du développement ovocytaire, la présence d'oeufs puis d'alevins dans la cavité buccopharyngienne semblant conditionner la persistance du follicule post-ovulatoire, ses sécrétions, ainsi que le déroulement de l'ovogenèse. Les mêmes auteurs (Smith et Haley, 1988) mettent en évidence un décalage entre les profils endocriniens plasmatique de l'oestradiol-17 β et de la testostérone de ces deux catégories d'animaux, avec un retard de 5 jours environ chez les femelles incubatrices pour atteindre des niveaux plasmatiques comparables à ceux des femelles non incubatrices.

Il peut être envisagé de simuler de telles situations, par l'utilisation de stéroïdes appropriés, pour chercher à inhiber le développement ovarien, ou au contraire à perturber le comportement parental. En effet, si l'on cherche généralement à éviter toute reproduction chez les tilapias en élevage pour éviter surpopulation et nanisme, il est également fortement souhaitable de pouvoir contrôler la production massive d'alevins d'âge et taille homogènes. La production de telles cohortes homogènes présenterait un réel intérêt pour résoudre deux problèmes classiques de production commerciale :

- Si l'on souhaite obtenir des populations monosexes par inversion hormonale, l'une des conditions nécessaires pour que le traitement soit efficace est qu'il soit mené sur des groupes d'alevins d'âge homogène. En l'absence de reproduction synchronisée, il est actuellement nécessaire de disposer de très nombreux géniteurs, de récolter régulièrement les groupes hétérogènes d'alevins ainsi produits et éventuellement de trier d'après leur taille ceux qui pourront être soumis au traitement d'inversion.
- L'absence de synchronisation conduit, dans certains types d'élevage, à n'effectuer le premier prélèvement d'alevins qu'après une période de 1,5 à 2 mois où l'on obtient classiquement le plus grand nombre d'alevins. Toutefois, du fait du comportement de nage en surface des jeunes alevins ainsi que du mode de prélèvement, les individus nés le plus tôt (1 à 2 semaines après l'introduction des géniteurs) peuvent échapper à cette première pêche. Or beaucoup plus que les géniteurs, les juvéniles constituent des prédateurs très efficaces des portées plus jeunes. Il s'ensuit alors dans les récoltes suivantes, une diminution progressive de rendement au sein d'une même structure de production d'alevins (Lazard *et al.*, 1988) (fig. 6). L'augmentation parallèle du poids moyen des alevins pêchés traduit en fait la capture partielle des juvéniles prédateurs, capturés en totalité lors de la vidange finale (6ème prélèvement).

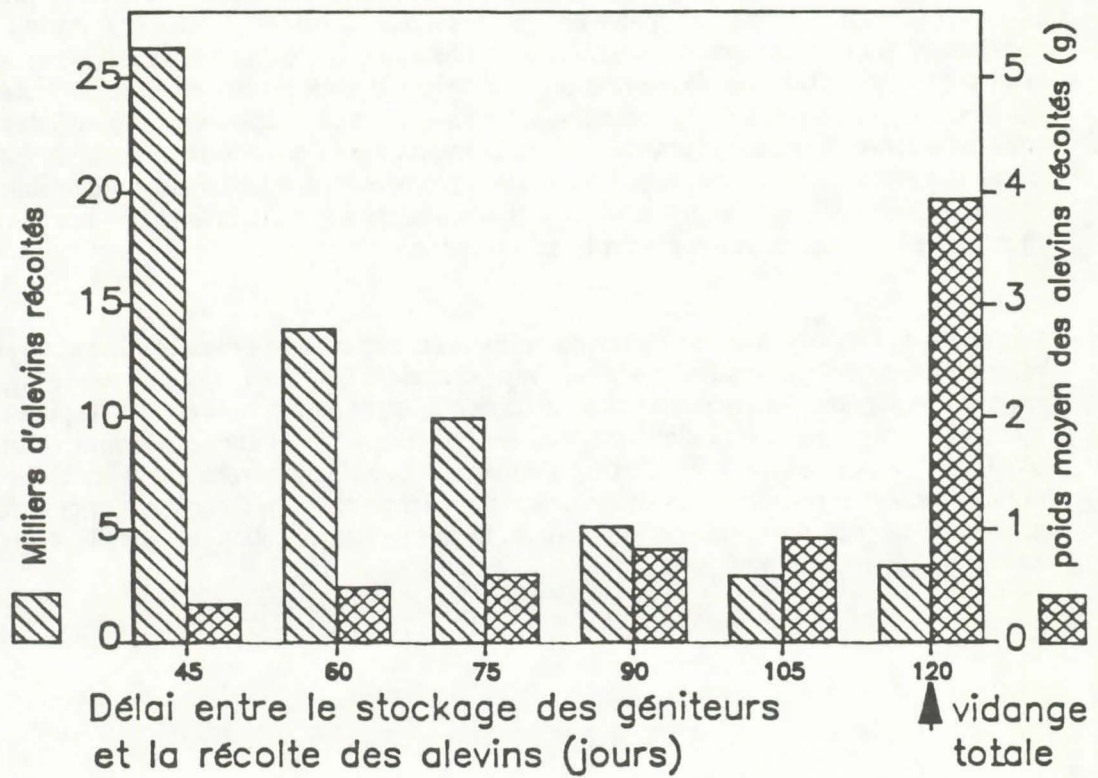


Figure 6 : Evolution du nombre et du poids moyen des alevins d'*O. niloticus* pêchés au cours de récoltes successives. Résultat moyen de dix étangs de 350 m², contenant chacun 60 mâles et 180 femelles (figure réalisée à partir des données de Lazard *et al.*, 1988).

CONCLUSION

L'étude de la physiologie de la reproduction des tilapias permet à l'heure actuelle de dégager deux grands axes de recherche susceptibles d'aboutir à un meilleur contrôle de la reproduction :

- L'inversion hormonale du sexe reste actuellement la voie royale pour éviter toute reproduction et bénéficier de plus du potentiel de croissance de tous les individus orientés directement ou non vers un phénotype mâle. L'approche relativement empirique conduite jusqu'ici a permis de déboucher rapidement sur des traitements masculinisants efficaces. Toutefois, l'utilisation indirecte des hormones nécessite aujourd'hui une étude fine du déterminisme endocrinien de la différenciation, puisque la féminisation qui en est l'outil fondamental n'est que très médiocrement réalisable. De plus, une meilleure connaissance de l'environnement hormonal de la gonade lors de sa différenciation devrait permettre d'envisager de nouveaux types de traitement, tels que l'utilisation d'inhibiteurs spécifiques d'activité enzymatique. De telles études permettraient en outre d'analyser finement l'influence de facteurs épigénétiques éventuels sur la différenciation.

- La nature et l'importance des comportements reproducteurs chez les tilapias sont en grande partie responsables de l'efficacité de leur reproduction. On peut donc penser qu'une meilleure compréhension du déterminisme de ces comportements serait susceptible d'apporter de nouveaux moyens de contrôle. L'inhibition naturelle du développement ovarien pendant l'incubation buccale, ainsi que l'existence vraisemblable de phéromones sans doute associées au comportement précédant la reproduction et responsables de l'initiation de mécanismes physiologiques aboutissant à l'ovulation, suggèrent de nouvelles approches pour maîtriser la reproduction et aboutir éventuellement à la synchronisation des femelles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARONSON L.R., 1945. Influence of the stimuli provided by the male cichlid fish *T. macrocephala* on the spawning frequency of the female.
Physiol. Zool., 18, 403-415.
- ARONSON L.R., 1951. Factors influencing the spawning frequency in the female cichlid fish *Tilapia macrocephala* (Bleeker).
Trans. N. Y. Acad. Sci., 2, 33-42.
- ARRIGNON J., 1969. L'élevage de *Tilapia mossambica* comme animal de laboratoire.
Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol., 17, 650-661.
- BABIKER M. M. et H. IBRAHIM, 1979. Studies on the biology of reproduction in the cichlid *Tilapia nilotica* (L.) : gonadal maturation and fecundity.
J. Fish. Biol., 14, 437-448.
- BARD J., P. DE KIMPE, J. LEMASSON et P. LESSENT, 1974. Manuel de pisciculture tropicale.
CTFT, Nogent-sur-Marne, 209 p.
- BAROILLER J.F., 1988. Etude corrélée de l'apparition des critères morphologiques de la différenciation de la gonade et de ses potentialités stéroïdogènes chez *Oreochromis niloticus*.
In : *Thèse Doctorat, Université P. et M. Curie, Paris*, 70 p.
- BAROILLER J. F., A. FOSTIER et B. JALABERT, 1988. Precocious steroidogenesis in the gonads of *Oreochromis niloticus* during and after sexual differentiation.
In : *Reproduction in fish. Basic and applied aspects in endocrinology and genetics*, Y. Zohar and B. Breton Eds., Les Colloques de l'INRA, 44, 137-141.
- BILLARD R., 1986. Spermatogenesis and spermatology of some teleost fish species.
Reprod. Nutr. Develop., 26, 877-920.
- BLÜM V., 1966. Zur hormonalen Steuerung der Brutpflege einiger cichliden.
Zool. Jb. Physiol., 72, 264-294.
- BLÜM V., 1968. Immunological determination of injected mammalian prolactin in cichlid fishes.
Gen. Comp. Endocrinol., 11, 595-602.
- BLÜM V., 1973. Experimente mit teleosteen Prolaktin.
Zool. Jahrb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere), 77, 335-347.
- BLÜM V. et K. FIEDLER, 1965. Hormonal control of reproductive behavior in some cichlid fish.
Gen. Comp. Endocrinol., 5, 186-196.
- BRUTON M. N. et B. R. ALLANSON, 1974. The growth of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces : Cichlidae) in L. Sibaya, S. Africa.
J. Fish Biol., 6, 701-715.

- BRUTON M. N. et R. E. BOLTT, 1975. Aspects of the biology of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces : Cichlidae) in a natural freshwater lake (lake Sibaya, South Africa).
J. Fish Biol., 7, 423-446.
- CHEN F. Y., 1969. Preliminary studies on the sex-determining mechanism of *Tilapia mossambica* Peters and *T. hornorum* Trewavas.
Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol., 17, 719-724.
- CHERVINSKI J. et S. ROTHBARD, 1982. An aid in manually sexing tilapia.
Aquaculture, 26, 389.
- CLEMENS H. P. et T. INSLEE, 1968. The production of unisexual broods by *Tilapia mossambica* sex reversed with methyltestosterone.
Trans. Am. Fish. Soc., 97, 18-21.
- DADZIE S., 1969. Spermatogenesis and the stages of maturation in the male cichlid fish *Tilapia mossambica*.
J. Zool., 159, 399-403.
- DADZIE S. et B. C. C. WANGILA, 1980. Reproductive biology, length-weight relationship and relative condition of pond raised *Tilapia zillii* (Gervais).
J. Fish Biol., 17, 243-253.
- DODD J. M., 1972. The endocrine regulation of gametogenesis and gonad maturation in fishes.
Gen. Comp. Endocrinol., Suppl., 3, 675-687.
- EYESON K. N., 1983. Stunting and reproduction in pond-reared *Sarotherodon melanotheron*.
Aquaculture, 31, 257-267.
- FIEDLER K., 1962. Die Wirkung von Prolaktin auf das Verhalten des lippfishes *Crenilabus ocellatus* (Forsk.).
Zool. Jb. Physiol., 69, 609-620.
- FISHELSON L., 1966. Cichlidae of the genus *Tilapia* in Israel.
Bamidgeh, 18, 67-80.
- FOTHERBY K. et F. JAMES, 1972. Metabolism of synthetic steroids.
In : Advances in steroid biochemistry and pharmacology, M. H. Briggs and G. A. Christie Eds. Vol. 3. Academic Press, New York, 67-165.
- FRYER G. et T. D. ILES, 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa : their biology and evolution.
Oliver and Boyd, Edingburgh, 641 p.
- GOUDIE C. A., W. L. SHELTON et N. C. PARKER, 1986a. Tissue distribution and elimination of radiolabelled methyltestosterone fed to sexually indifferentiated blue Tilapia.
Aquaculture, 58, 215-226.
- GOUDIE C. A., W. L. SHELTON et N. C. PARKER, 1986b. Tissue distribution and elimination of radiolabelled methyltestosterone fed to adult blue tilapia.
Aquaculture, 58, 227-240.

- GRIER J. H. et M. ABRAHAM, 1983. A model for testicular recrudescence in *Oreochromis aureus*.
In : Proceedings of the International Symposium on Tilapia in Aquaculture, L. Fishelson and Z. Yaron Comps., Tel Aviv University, Tel Aviv, 200-209.
- GUERRERO R. D., 1975. Use of androgens for the production of all-male *Tilapia aurea* (Steindachner).
Trans. Am. Fish Soc., 2, 342-348.
- GUERRERO R. D., 1982. Control of Tilapia reproduction.
In : The biology and culture of Tilapia, R.S.V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 309-316.
- HANSON T. R., R. O. SMITHERMAN, W. L. SHELTON et R. A. DUNHAM, 1983. Growth comparison of monosex tilapia produced by separation of sexes, hybridization and sex reversal.
In : Proceedings of the International Symposium on Tilapia in Aquaculture. L. Fishelson and Z. Yaron Comps., Tel Aviv University, Tel Aviv, 570-579.
- HEPHER B. et Y. PRUGININ, 1982. Tilapia culture in ponds under controlled conditions.
In : The biology and culture of tilapias, R.S.V. Pullin and R. H. Lowe - McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 185-203.
- HICKLING C.F., 1960. The Malacca Tilapia hybrids.
J. Genet., 57, 1-10.
- HICKLING C. F., 1968. Fish hybridization.
FAO Fish Rep., 44, 1-11.
- HOAR W. S., 1969. Reproduction.
In : Fish Physiology, W. S. Hoar and D. J. Randall Eds., Vol. A3, Academic Press, New York, 1-72.
- HODGKISS I. J. et H. S. H. MAN, 1978. Reproductive biology of *Sarotherodon mossambicus* (Cichlidae) in Plover Cove reservoir, Hong Kong.
Environ. Biol. Fish., 3, 287-292.
- HOPKINS K. D., W. L. SHELTON et C. R. ENGLE, 1979. Estrogen sex reversal of *Tilapia aurea*.
Aquaculture, 18, 263-268.
- HUNTER G. A. et E. M. DONALDSON, 1983. Hormonal sex control and its application to fish culture.
In : Fish Physiology, W.S. Hoar, D.J. Randall and E.M. Donaldson Eds., Vol. 98, Academic Press, New York, 223-303.
- HYDER M., 1970a. Gonadal and reproductive patterns in *Tilapia leucosticta* (Teleostei : Cichlidae) in an equatorial lake : Lake Naivaska (Kenya).
J. Zool., 162, 179-195.
- HYDER M., 1970b. Histological studies on the testes of pond specimens of *Tilapia nigra* (Gunther) (Pisces : Cichlidae) and their implications on the pituitary testis relationship.
Gen. Comp. Endocrinol., 14, 198-211.

DOUBLE

- JALABERT B., J. MOREAU, P. PLANQUETTE et R. BILLARD, 1974. Déterminisme du sexe chez *Tilapia macrochir* et *Tilapia nilotica*. Action de la méthyltestostérone dans l'alimentation des alevins sur la différenciation sexuelle : proportion des sexes dans la descendance des mâles "inversés". *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 14 (4B), 729-739.
- JALABERT B. et Y. ZOHAR, 1982. Reproductive physiology in cichlid fishes with particular reference to *Tilapia* and *Sarotherodon*.
In : The biology and culture of tilapias, R. S. V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 129-140.
- JOHNSTONE R., D. J. MACINTOSH et R. S. WRIGHT, 1983. Elimination of orally administered 17- α methyltestosterone by *Oreochromis mossambicus* (tilapia) and *Salmo gairdneri* (rainbow trout) juveniles. *Aquaculture*, 35, 249-257.
- LANZING W. J. R., 1974. Sound production in the cichlid *Tilapia mossambica* Peters. *J. Fish. Biol.*, 6, 341-347.
- LAZARD J., 1980. Le développement de la pisciculture intensive en Côte d'Ivoire. Exemple de la ferme piscicole pilote de Natio-Kobadara (Korhogo).
Notes et Documents sur la Pêche et la Pisciculture, 21, 1-44.
- LAZARD J., 1984. L'élevage du tilapia en Afrique. Données techniques sur sa pisciculture en étangs. *Bois et Forêts des Tropiques*, 206, 33-50.
- LAZARD J., P. MORISSENS et P. PARREL, 1988. Artisanal aquaculture of tilapia in West Africa : comparative analysis of different culture systems and their development level.
In : Proceedings of the Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture, R.S.V. Pullin, T. Bhukaswan, K. Tongutahi and J.L. Maclean Eds., ICLARM Conf. Proc., 15, 41-52.
- LEGENDRE M., 1986. Influence de la densité de l'élevage monosexe et de l'alimentation sur la croissance de *Tilapia guineensis* et de *Sarotherodon melanotheron* élevés en cage enclos en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire).
Rev. Hydrobiol. Trop., 19, 19-29.
- LOVSHIN L. L., 1982. Tilapia hybridization.
In : The biology and culture of tilapias, R. S. V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 279-308.
- LOWE-McCONNELL R. H., 1958. Observations on the biology of *Tilapia nilotica* L. in East African waters. *Rev. Zool. Bot. Africa*, 57, 129-170.
- LOWE-McCONNELL R. H., 1959. Breeding behavior patterns and ecological differences between *Tilapia* species and their significance for evolution within the genus *Tilapia* (Pisces : Cichlidae).
Proc. Zool. Soc. London, 132, 1-30.
- LOWE-McCONNELL R. H., 1982. Tilapia in Fish Communities.
In : The biology and culture of tilapias, R.S.V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 83-113.

- LOYA L. et L. FISHELSON, 1969. Ecology of fish breeding in brackish water ponds near the Dead Sea (Israel).
J. Fish. Biol., 1, 261-278.
- McBAY L. G., 1961. The biology of *Tilapia nilotica* (Linnaeus).
Proc. Annu. Conf. South-East Assoc. Game Fish Comm., 15, 208-218.
- McGEACHIN R. B., E. H. ROBINSON et W. H. NEIL, 1987. Effect of feeding high levels of androgens on the sex-ratio of *Oreochromis aureus*.
Aquaculture, 61, 317-321.
- MARSHALL J. A. 1972. Influence of male sound production on oviposition in female *Tilapia mossambica* (Pisces : Cichlidae).
Bull. Ecol. Soc. Am., 53, 29.
- MELARD C., 1986. Recherches sur la biologie d'*Oreochromis (tilapia) niloticus* L. (Pisces : Cichlidae) en élevage expérimental : reproduction, croissance, bioénergétique.
Cah. Ethol. Appl., 6, 1-224.
- MELARD C. et J. C. PHILIPPART, 1981. La production de tilapia de consommation dans les rejets industriels de l'eau chaude en Belgique.
Cah. Ethol. Appl., 1 (suppl.2), 7-122.
- MIRES D., 1982. A study of the problems of the mass production of hybrid Tilapia fry.
In : The biology and culture of tilapias, R. S. V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 317-329.
- MOREAU J., 1979. Biologie et évolution des peuplements de cichlidés (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitudes.
Thèse Doctorat, Institut National Polytechnique, Toulouse, 301 p.
- NAKAMURA M. et M. IWAHASHI, 1982. Studies on the practical masculinization in *Tilapia nilotica* by the oral administration of androgen.
Bull. Jap. Soc. Fish, 48, 763-769.
- OBI A. et W.L. SHELTON, 1983. Androgen and estrogen sex-reversal in *Tilapia hornorum*.
In : Proceedings of the International Symposium on Tilapia in Aquaculture, L. Fishelson and Z. Yaron Comps., Tel-Aviv University, Tel-Aviv, , 165-173.
- OWUSU-FRIMPONG M., 1987. Breeding behavioral pattern of the lake fish *Tilapia discolor* Gunther (Teleostei : Cichlidae) in captivity.
J. Fish. Biol., 30, 1-5.
- OWUSU-FRIMPONG M., et B. NYJHAR, 1981. Induced sex-reversal in *Tilapia nilotica* (Cichlidae) with méthyltestosterone.
Hydrobiologia, 78, 157-160.
- PERRONE M. et T. M. ZARET, 1979. Parental care patterns of fishes.
Amer. Nat., 113, 351-361.

- PETERS H. M., 1963. Eizahl, Eigewicht und Gelegeentwicklung in der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei).
Int. Rev. Gesant. Hydrobiol., 48, 547-576.
- PHILIPPART J. C. et J. C. RUWET, 1982. Ecology and distribution of tilapias.
In : The biology and culture of tilapias, R.S. V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell Eds., ICLARM Conf. Proc., 7, 15-59.
- POLDER J., 1971. On gonads and reproductive behavior in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel).
Neth. J. Zool., 221, 265-365.
- PRUGININ J., 1967. Report to the government of Uganda on the experimental fish culture project in Uganda, 1965-1966.
UNDP/FAO Report NOTA 2446.
- PRUGININ J., S. ROTHBARD, G. WOHLFARTH, A. HALEVY, R. MOAV et G. HULATA, 1975. All male broods of *Tilapia nilotica* x *T. aurea* hybrids.
Aquaculture, 6, 11-21.
- REINBOTH R., 1970. Intersexuality in fishes.
Mem. Soc. Endocrinol., 18, 515-544.
- RODMAN D. T., 1966. Sound production by the African cichlid *Tilapia mossambica*.
Ichthyologia, 38, 279-280.
- ROTHBARD S., B. MOAV et Z. YARON, 1987. Changes in steroid concentrations during sexual ontogenesis in *Tilapia*.
Aquaculture, 61, 59-74.
- ROTHBARD S. et Y. PRUGININ, 1975. Induced spawning and artificial incubation of *tilapia*.
Aquaculture, 5, 315-321.
- RUWET J. C., 1962. La reproduction des *Tilapia macrochir* (Blgr) et *tilapia melanopleura* (Dim.) au lac de barrage de la Lufira (Haut Katanga).
Rev. Zool. Bot. Afr., 66, 244-271.
- RUWET J. C., J. VOSS. L. HANON et J. C. MICHA, 1976. Biologie et élevage du tilapia.
In : Symposium on Aquaculture in Africa, FAO/CJFA. Tech. Pap., 4 (suppl. 1), 332-364.
- SHAW E. S. et L. R. ARONSON, 1954. Oral incubation in *Tilapia macrocephala*.
Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 103, 381-415.
- SHELL E. W., 1967. Relationship between rate of growth and rate of conversion in feeding trials with two species of tilapia, *Tilapia mossambica*, Peters and *Tilapia nilotica* Linnaeus.
FAO. Fish. Rep., 44, 411-415.
- SHELTON W. L., K.D. HOPKINS et G. L. JENSEN, 1978. Use of hormones to produce monosex tilapia for aquaculture.
In : Culture of Exotic Fishes Symposium Proceedings, Fish culture section, R. O. Smitherman and W. L. Grover Eds., Am. Fish. Soc., Auburn University, Alabama, 10-33.

- SHELTON W. L., R. D. GUERRERO et J. LOPEZ-MACIAS, 1981. Factors affecting androgen sex reversal of *Tilapia aurea*.
Aquaculture, 25, 59-65.
- SIDDIQUI A. Q., 1979. Reproductive biology of *Tilapia zillii* (Gervais) in Lake Naivaska, Kenya.
Environ. Biol. Fishes, 4, 257-262.
- SILVERMAN H. I., 1978a. Effects of different levels of sensory contact upon reproductive activity of adult male and female *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* (Peters), (Pisces : Cichlidae).
Anim. Behav., 26, 1081-1090.
- SILVERMAN H. I., 1978b. The effects of visual social stimulation upon age at first spawning in the mouth-brooding cichlid fish *Sarotherodon (Tilapia) mossambicus* (Peters).
Anim. Behav., 26, 1120-1125.
- SMITH C. J. et S. R. HALEY, 1987. Evidence of steroidogenesis in post ovulatory follicles of the tilapia, *Oreochromis mossambicus*.
Cell Tissue Res., 247, 675-687.
- SMITH C. J. et S. R. HALEY, 1988. Steroid profiles of the female Tilapia *Oreochromis mossambicus*, and correlation with oocyte growth and mouth-brooding behavior.
Gen. Comp. Endocrinol., 69, 88-98.
- TAYAMEN M. M. et W. L. SHELTON, 1978. Inducement of sex reversal in *Sarotherodon niloticus*.
Aquaculture, 14, 349-354.
- TURNER G. F., 1986. Territory dynamics and cost of reproduction in a captive population of the colonial nesting mouth-brooder *Oreochromis mossambicus* (Peters).
J. Fish. Biol., 29, 573-587.
- VAN DEN HURK R., J.G.D. LAMBERT et J. PEUTE, 1982. Steroidogenesis in the gonads of rainbow trout fry *Salmo gairdneri* before and after the onset of gonadal sex differentiation.
Reprod. Nutr. Develop., 22, 413-426.
- VAN DEN HURK R. et G.A. SLOF, 1981. A morphological and experimental study of gonadal sex differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
Cell Tissue Res., 218, 487-497.
- VAN DEN HURK R. et W. VAN OORDT, 1985. Effects of natural androgens and corticosteroids on gonad differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
Gen. Comp. Endocrinol., 57, 216-222.
- VON KRAFT A. et H. M. PETERS, 1963. Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei).
Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 61, 434-485.
- YAMAMOTO T. 1953. Artificially induced sex reversal in genotypic males of the medaka (*Oryzias latipes*).
J. Exp. Zool., 123, 571-594.

YAMAMOTO T. 1958. Artificial induction of functional sex reversal in genotypic females of the medaka (*Oryzias latipes*).
J. Exp. Zool. 137, 227-262.

YAMAMOTO T., 1969. Sex differentiation.
In : Fish Physiology, W. S. Hoar, D. J. Randall and E. M. Donaldson Eds., Academic Press, New York, Vol. 3, 117-175.